Sur les rapports entre typologie céphalo-cérébrale et éthologie chez les Amphibiens.

Par Marcel Jacquot.

En quatre publications précédentes, nous avons montré qu'au cours du développement larvaire des Amphibiens se constituaient entre proportions céphaliques et cérébrales des relations assez constantes et précises pour permettre de présumer les unes d'après les autres et d'établir une classification typologique sur cette base. Rappelons-les : dans une certaine mesure, chez l'adulte, la longueur relative des lobes olfactifs (*Llo*) varie comme celle du museau, ou longueur nasale (*Ln*). Celle du télencéphale entier (*Lt*) comme celle de la somme : museau + œil, ou somme naso-frontale (*Ln* + *Lf*). Donc celle des hémisphères (*Lh*) comme celle de l'œil, ou longueur frontale (*Lf*). Celle de l'encéphale entier (LE) de même, du moins chez les Urodèles. Celle du mésencéphale (*Lm*) de même encore, et aussi comme la largeur relative post-oculaire et *dorsale* de la tête (*lpod*). La largeur relative du télencéphale (*lt*) varie aussi comme *lpod* et en outre comme la somme naso-frontale. Celle du mésencéphale (*lm*) comme la largeur relative post-oculaire et *ventrale* de la tête (*lpov*). Donc l'importance, en largeur, du télencéphale par rapport au mésencéphale (critère classique d'évolution) varie à l'inverse de l'obliquité jugale, c'est-à-dire de l'évasement de la tête de haut en bas.

D'où la classification dont voici l'essentiel :

— Une première grande division typologique correspond exactement aux deux ordres : Urodèles et Anoures.

I. Urodèles : Tête, dorsalement, au plus large comme longue, et pratiquement non évasée, du moins en arrière des yeux. Somme naso-frontale et œil n'excèdant guère, respectivement, la moitié et le tiers de la longueur céphalique totale et dorsale (LTd)— Télencéphale moins large que long, mesencéphale au plus large comme long, tous deux relativement étroits (*lt* nettement inférieure à 0,40 LE, et *lm* à 0,30 LE), et le second au plus large comme le premier.

II. Anoures : Tête pouvant être, dorsalement, plus large que longue, au moins large ventralement comme longue dorsalement,

et évasée ou non. Somme naso-frontale et œil pouvant excèder de beaucoup, respectivement, la moitié et le tiers de la longueur céphalique totale et dorsale — Télencéphale pouvant être large comme long, ou plus. Mésencéphale plus large que long, et on a $lm \geq 0{,}30$ LE. Il peut être plus large que le télencéphale.

1°) Types « inférieurs » : œil petit et hémisphères courts, encadrant ou recouvrant peu le diencéphale (*Lf* nettement inférieure à 0,20 LTd chez les Urodèles, à 0,35 LTd chez les Anoures, et *Lh* à 0,40 LE chez tous). Exemples : chez les premiers : *Siren*, *Cryptobranchus*, *Amphiuma*, *Megalobatrachus*. Chez les seconds : *Hymenochirus*, *Pipa*, *Calyptocephalus*.

2°) Types « moyens » : œil et hémisphères moyens, ceux-ci encadrant ou recouvrant à demi le diencéphale (*Lf* de l'ordre de 0,20 à 0,25 LTd chez les Urodèles, 0,35 LTd chez les Anoures, et *Lh* de 0,40 à 0,45 LE chez tous).

a) Types relativement inférieurs : tête (dorsalement) et télencéphale étroits (*lpod* et *lt* respectivement inférieures ou égales à 0,80 LTd et 0,30 LE chez les Urodèles, à LTd et 0,40 LE chez les Anoures) Exemples : chez les premiers, *Spelerpes ruber*, *Hynobius naevius*. Chez les seconds : *Xenopus capensis*.

b) Types relativement supérieurs : tête (dorsalement) et télencéphale, ou au moins ce dernier, nettement plus larges. Exemples : les Urodèles *Amblystoma*, *Triturus cristatus* et *Salamandra atra*, les Anoures *Hemisus* et *Phrynomerus*.

3°) Types « ranoïdes » = Anoures à l'œil grand et aux hémisphères longs, pouvant encadrer ou recouvrir entièrement le diencéphale (*Lf* de l'ordre de 0,40 LTd au moins, et *Lh* de 0,50 LE), mais à la tête (dorsalement) et au télencéphale étroits.

a) Types relativement inférieurs : têtes les plus étroites dorsalement, et les plus évasées, télencéphales les plus étroits, moins larges que le mésencéphale (*lpod* et *lt* respectivement inférieures ou égales à 0,90 LTd et 0,35 LE, et inférieures à 0,80 *lpov* et à *lm*). Exemples : *Discoglossus*, *Rana esculenta*, *R. tigrina*, *R. mascareniensis*.

b) Types relativement supérieurs : têtes (dorsalement) et télencéphales nettement plus larges. Exemples : *Rana temporaria*, *Telmatobius jelskii*, *Rhacophorus schlegelii*.

4°) Types « supérieurs » : œil grand et hémisphères longs, tête (dorsalement) et télencéphale, ou au moins ce dernier, larges (*Lf* au moins de l'ordre de 0,30 LTd chez les Urodèles, 0,40 LTd chez les Anoures, *Lh* de 0,50 LE chez tous, *lpod* et *lt* respectivement supérieures à 0,80 LTd et 0,30 LE chez les premiers, à LTd et 0,40 LE chez les seconds). Exemples : les Urodèles *Triturus*

helveticus, *Salamandra maculosa*, *Hydromantes genei*, *Oedipus bellii*, les Anoures *Hyla*, *Alytes*, *Bufo*, *Kaloula*, *Breviceps*.

Cette classification ne peut évidemment prétendre à quelque portée biologique que mise en rapport avec l'éthologie comparée, au moins considérée dans ses grandes lignes. En 1946, nous avions déjà observé quelques relations dans ce sens.

1°) L'Urodèle est exclusivement nageur par ondulations et, à terre, marcheur. L'Anoure est nageur par détentes des membres postérieurs, et, à terre, plus ou moins sauteur.

2°) Les espèces les plus strictement aquatiques appartiennent à nos types les plus « inférieurs » (Exemples cités).

3°) Nos types « moyens » et « ranoïdes » comprennent aussi des espèces nettement aquatiques, et d'autres terrestres, au moins palustres ou riveraines. Les premières appartiennent aux types « relativement inférieurs » (Exemples cités). Les types « relativement supérieurs » sont beaucoup plus terrestres (*idem*).

4°) Nos types « ranoïdes » sont exclusivement sauteurs (Exemples cités). Les espèces les plus diurnes, voire « héliophiles » leur appartiennent. Exemples : *R. esculenta*, *R. mascareniensis*.

5°) Nos types « supérieurs » sont terrestres (Exemples cités). Les Anoures présentent la possibilité de la marche ou du grimper (arboricoles) concurremment avec le saut. Les marcheurs sont médiocres sauteurs et nocturnes ou au moins crépusculaires. Exemples : *Alytes*, *Bufo*. Les arboricoles sont bons sauteurs et comprennent des espèces plus diurnes. Exemples : *Hyla*, divers Rhacophores. Ajoutons : la mémoire frappante des lieux (fidélité prolongée à un gîte chez *Hyla* et *Bufo*, exploration très nuancée d'un territoire habituel, choix et adoption durable des frayères chez *B. bufo*), la grande aptitude à la familiarisation (*Hyla*, *Bufo*), les adaptations particulières du comportement reproducteur (*Alytes*, *Rhacophorus*, *Phyllomedusa*), enfin quelques réactions d'attention à des objets *immobiles*, exceptionnelles parmi les Batraciens (*Alytes*, *Bufo*).

On peut admettre que le télencéphale, ici surtout olfactif, suffise presque à l'exploration lente, pas à pas, de l'Urodèle, alors que la propulsion brusque de l'Anoure exige une certaine importance des centres optiques, sous peine de grand désavantage.

D'autre part, les proportions cérébrales (et même céphaliques, pour les Anoures « moyens ») de nos types inférieurs et moyens sont exactement celles des larves des espèces plus haut placées, lors de l'apparition des membres postérieurs, pour les premiers (= types « larvoïdes ». Cf. aussi, pour les longueurs, les Dipneustes), à l'achèvement de la deuxième paire de membres pour les seconds. On peut y voir, comme le suggère Herrick d'après l'histologie,

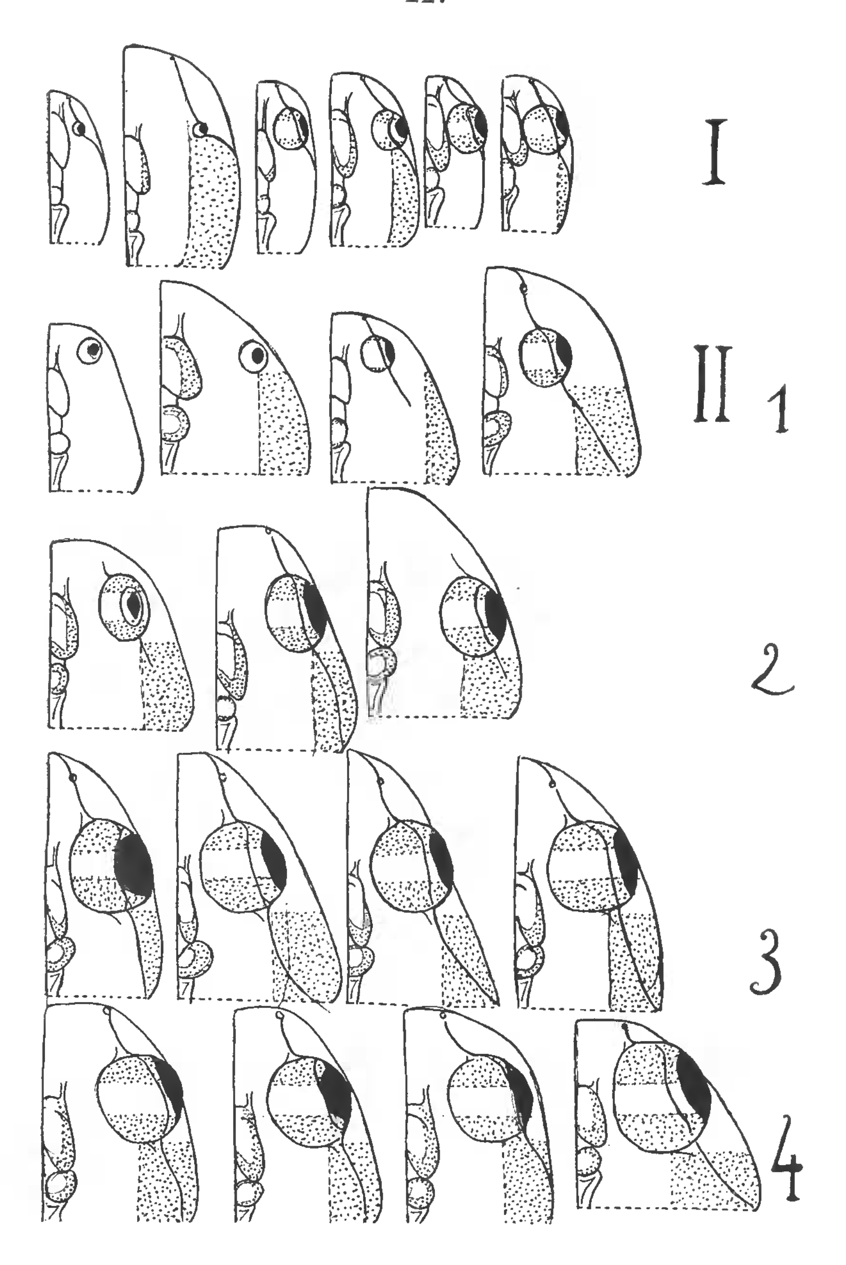
des arrêts du développement cérébral à ces stades, et également concevoir que la vie terrestre en général, la double possibilité de la marche et du saut, l'activité à faible éclairement, la vie arboricole, avec les acquisitions sensorielles et motrices qu'elles comportent, enfin *à fortiori* les associations supérieures, correspondent à l'accroissement postérieur, à la fois longitudinal et transversal, des hémisphères, reconnus comme régulateurs des fonctions diencéphaliques et mésencéphaliques. Et en particulier à celui du pallium, moins exclusivement olfactif, et centre de réactions souvent plus lentes, mais moins stéréotypées, plus plastiques et plus contrôlées que le sub-pallium (cf. Reptiles).

Mais pour nos relations entre typologie et locomotion, mémoire, familiarisation, attention, la réciproque est vraie : tout batracien exclusivement marcheur est urodèle, tout sauteur anoure, tout sauteur exclusif ranoïde, tout sauteur-marcheur et tout type particulièrement doué sous les rapports susdits sont « supérieurs ». Ces relations peuvent donc correspondre à des nécessités, telle acquisition éthologique exigeant tel accroissement cérébral qui, inversement, l'implique. Par contre, pour nos relations entre typologie et biotope, rythme nycthéméral, comportement reproducteur, la réciproque n'est pas vraie : toute espèce de type plus ou moins inférieur n'est pas aquatique, donc toute espèce terrestre n'est pas de type supérieur. Ainsi *Ceratophrys cornuta*, *C. dorsata*, *C. ornata*, de type « larvoïde », sont sylvestres, fouisseuses, vivant sous les souches et dans l'humus. De même l'Urodèle *Batrachoseps*, typologiquement analogue à *Hynobius*, *Pelodytes punctatus* et *Rana agilis*, « ranoïdes » inférieurs voisins de *R. mascareniensis* et *R. esculenta*, sont aussi très terrestres. *R. agilis* est même assez « xérophile », dans la mesure physiologiquement accessible à un Batracien (bois peu humides, broussailles, rocailles). Pas davantage toute espèce ranoïde n'est diurne, donc toute espèce nocturne n'est de type supérieur : *Pelodytes* est très nocturne. Enfin, il y a des comportements reproducteurs particuliers, complexes et précis chez des espèces de types « inférieurs » et « moyens ». Ainsi *Cryptobranchus*, *Megalobatrachus*, *Hynobius*, *Pipa*.

Ces relations-ci ne correspondent donc pas à des nécessités réciproques : les possibilités en question n'exigent nullement un télencéphale long et large. On peut au plus admettre que celui-ci

---

I. — Urodèles. De g. à dr., types inférieurs (*Siren* et *Megalobatrachus*) — moyens (*Spelerpes ruber* et *Amblystomatigrinum*) — supérieurs (*Triturus helveticus* et *Salamandra maculosa*). II. — Anoures : 1. — Types inférieurs : de g. à dr., *Hymenochirus*, *Pipa*, *Calyptocephalus* et *Ceratophrys*. 2. — moyens : *idem*, *Xenopus*, *Phrynomerus* et *Hemisus*. 3. — « ranoïdes » : *idem*, *Pelodytes*, *Ranaesculenta*, *R. agilis* et *R. temporaria*. 4. — supérieurs : *idem*, *Hyla*, *Alytes*, *Bufo* et *Breviceps* Surfaces ponctuées = Accroissements céphaliques et cérébraux corrélatifs.


I
II 1
2
3
4

les favorise, constitue pour elles un avantage, et arguer que les types supérieurs paraissent en majorité parmi les espèces qui les présentent, et celles-ci en minorité parmi les types inférieurs. En revanche, cet accroissement cérébral semble impliquer sans retour la vie terrestre, donc la vie aquatique exiger un télencéphale court ou étroit, puisqu'il n'y a pas d'espèce aquatique de type supérieur.

Discussion et Conclusions.

1°) Sans doute, nous n'avons pas examiné *toutes* les espèces existantes. Théoriquement, nos relations pourraient donc être démenties par un cas nouveau. Mais nous avons étudié 75 espèces choisies de caractères typologiques et éthologiques bien tranchés, et autour de chacune desquelles, de ce double point de vue, s'en groupent beaucoup d'autres. Les rapports ici formulés semblent donc d'application très large, sinon pratiquement généralisables.

2°) Ceux qui concernent la locomotion en suggèrent avec les proportions et la puissance des membres, c'est-à-dire, somme toute, entre typologies céphalique, cérébrale et somatique générale. Soit, en termes fonctionnels, entre développements des régions réceptrices (museau, œil, région auditive), transmetteuses (centres cérébraux) et effectrices (membres). Ils se conçoivent bien qualitativement, mais leur précision quantitative peut frapper.

3°) L'étude du développement larvaire nous a montré que la diversité de toutes les proportions céphaliques et des proportions cérébrales transversales se manifestait dès les stades aquatiques sans membres, donc bien avant la diversification du biotope et de la locomotion. Alors que celle des proportions cérébrales longitudinales, constituée par divers degrés d'une élongation télencéphalique parallèle au développement des membres, commençait seulement avec le membre postérieur et s'achevait à la métamorphose, coïncidant donc avec la diversification éthologique, et le type céphalique précoce pouvant ainsi faire prévoir le type cérébral terminal (V. notes précédentes).

Bref, celui-ci, avec l'éthologie qu'il comporte, résulte de la combinaison d'accroissements longitudinaux ontogénétiques avec des proportions transversales prédéterminées.

4°) Il est admissible que les régions céphaliques réceptrices et les membres aient rôle de causes dans sa constitution, par les excitations et les connexions qu'ils supposent respectivement. En particulier l'œil. (V. *ibidem*). D'autre part, selon Durken, l'ablation des ébauches des membres entrave fortement le développement du mésencéphale. Par contre, des malformations considé-

rables de ceux-ci, chez *R. esculenta* (« Anomalies P » de J. Rostand) nous ont jusqu'ici paru sans nulle répercussion sur le type cérébral.

5°) Celui-ci enfin semble représenter surtout une *préadaptation*, qualifiant d'avance telle espèce pour telle éthologie, et plus ou moins favorisée, voire sélectionnée par tel milieu. Cependant, nous avons vu des types supérieurs (*Hyla*, *Alytes*, *Bufo*) se parachever par un élargissement supplémentaire du télencéphale après la métamorphose et l'adoption du biotope terrestre. Si donc le milieu n'est certainement pas créateur du type cérébral schématique, peut-être comporte-t-il parfois des *acquisitions* qui renchérissent sur les *prédispositions* initialement indispensables, des *post-adaptations* fonctionnellement équivalentes à des pré-adaptations initiales meilleures.

Aucune interprétation « à sens unique » ne semble devoir rendre compte entièrement de nos relations, comme d'ailleurs d'aucun rapport entre la morphologie et la biologie.

Laboratoire de Zoologie du Muséum.